Band 96 31. Mai 1967 Nummer 1/2

Archiv für Molluskenkunde

der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Organ der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft

Begründet von Prof. Dr. W. KOBELT

Weitergeführt von Dr. W. WENZ und Dr. F. HAAS

Herausgegeben von Dr. A. ZILCH

Arch. Moll. | 96 | 1/2 | 1—18 | Frankfurt am Main, 31. 5. 1967

Über Lebensweise, Fortpflanzung und Genitalorgane des terrestrischen Prosobranchiers *Cochlostoma septemspirale* [1])

Von

GISELA V. PRINCE,
Zoologisches Institut der Universität Freiburg i. Br.

Mit 9 Abbildungen.

I. Einleitung.

Cochlostoma septemspirale (RAZOUMOWSKY) ist in Deutschland nur von wenigen Fundorten bekannt (GEYER 1927, ULRICH 1966). Während über Lebensweise und Fortpflanzung des weiter verbreiteten Landprosobranchiers *Pomatias elegans* neuere Arbeiten vorliegen (CREEK 1951, KILIAN 1951), ist *C. septemspirale*, abgesehen von ANKEL's Beschreibung (1925) des Spermatozoen-Dimorphismus, bisher kaum untersucht worden. Diese Lücke in unserer Kenntnis der einheimischen Landgastropoden (vgl. FRÖMMING 1954) soll durch die folgenden, auf Freilandbeobachtungen in der Wutachschlucht und auf Laborversuchen basierenden Angaben verkleinert werden.

Für die Anregung zu dieser Arbeit und für jederzeit gewährte Unterstützung danke ich Herrn Prof. Dr. K. SANDER, Freiburg i. Br.

[1]) Herrn Prof. Dr. W. E. ANKEL zum 70. Geburtstag gewidmet.

II. Beobachtungen.

1.) Biotop und Lebensweise.

In der Wutachschluch lebt *Cochlostoma septemspirale* überall auf älteren Kalkschutthalden, die mit Laubbäumen (Eichen, Eschen, Linden, Bergahorn) oder Sträuchern *(Lonicera xylosteum, Cornus sanguinea, Corylus avellana)* bewachsen sind. In diesem Biotop finden die Schnecken zwischen den Steinen unter einer nicht zu dicken, lockeren Laubschicht und unter der Pflanzendecke, meist Bingelkraut oder Gras, Schutz vor Trockenheit und Kälte. Im westlich angrenzenden Buntsandstein, auf sonst gleichartigem Gelände, fehlt *C. septemspirale* völlig; ebenso unter Nadelbäumen oder an Stellen, wo keine Kalkbrokken offen liegen. An günstigen Fundorten ist sie häufig, durchschnittlich fand ich etwa 60 erwachsene Tiere pro m², ohne wirklich alle erfassen zu können.

Nach der Definition von R. Lais (1943) kann man *C. septemspirale* zu den calcicolen Arten zählen. Mit *C. septemspirale* vergesellschaftet fand ich die ambicolen Arten *Monacha incarnata, Helicodonta obvoluta, Chilotrema lapicida, Cepea nemoralis, Clausilia bidentata* und *Ena montana,* allerdings immer nur in einzelnen Exemplaren.

Die Aktivität von *C. septemspirale* ist stark von Luftfeuchtigkeit und Temperatur abhängig. Auf regennassen Boden krochen die Tiere von April bis Oktober sowohl untertags als auch spätabends munter umher. Bei sehr nassem Wetter steigen sie weit an Baumstämmen in die Höhe, einzelne bis zu zwei Meter hoch, während bei trockenem Boden nur Tiere mit geschlossenem Operculum gefunden wurden. Die Feuchtigkeit des Taues reicht bei sonst trockenem Wetter nicht aus, die Öffnung des Operculums zu veranlassen. In geschlossenem Zustand können sie längere Trockenperioden überstehen. Einige Tiere, die zwei Monate bei Raumtemperatur in einem leeren, trockenen Glas gehalten wurden, begannen nach Zugabe von Wasser nach etwa 15-30 Minuten wieder zu kriechen. Die Temperaturabhängigkeit wurde nicht untersucht. Im Oktober, bei Temperaturen um 0°C, war bei allen Tieren das Operculum verschlossen. Tiere, die im Labor bei ausreichender Feuchtigkeit einer Temperatur von 5°C ausgesetzt wurden, schlossen ebenfalls ihr Operculum. Schon bei +6-+7°C krochen sie wieder umher. *C. septemspirale* überwintert zwischen Steinen, auf der Erde unter Laub und dürrem Gras. Im Januar 1966 fand ich junge und schlüpfreife Eier, sowie Tiere aller Altersstufen mit verschlosenem Operculum.

2.) Ernährung.

Fressende Tiere kann man auf moderndem Laub, dürren Krautstengeln und an abgestorbenem Holz beobachten. Außerdem weiden sie den Algenbelag an Gesteinsbrocken und Baumstämmen ab. Dementsprechend fanden sich im Magen fast immer Reste von Pflanzen-Tracheen, Tracheiden, Faserzellen und Parenchymzellen. Außerdem enthielt der Magen vieler Tiere verschiedene Sporen und Algenfäden, vereinzelt auch Pollenkörner, niemals aber tierische Reste. Die Labortiere[2]) fraßen bevorzugt faulende grüne Blätter von *Mercurialis*

[2]) Die Tiere wurden in Petrischalen von 9 cm Durchmesser gehalten. Der Boden der Gefäße war mit einer dreifachen Schicht Filtrierpapier ausgelegt. An einer Seite wurde Erde vom Fundort aufgeschüttet und mit feuchtem Moos bedeckt. Dazu gab ich jeweils ein Stückchen Kalkstein.

perennis und Sommerlinde (s. Abb. 7), moderndes Laub von Linde und Esche, eingeweichtes dürres Gras und den Algenbelag der Bäume. Auch modernde Blätter von *Lonicera xylosteum, Asperula* und *Plantago* wurden gefressen. Dagegen wurden verschiedene frischgrüne Pflanzen, Apfelstückchen, Karotten und Primelblätter nicht angenommen. Da für *Helix pomatia* (FLORKIN & LOZET 1949) gezeigt wurde, daß sie Zellulose-verdauende Bakterien im Magensaft besitzt und KILIAN (1951) dasselbe für *Pomatias elegans* annimmt, wurde versucht, auch bei *C. septemspirale* Zellulose-verdauende Bakterien zu finden, jedoch ohne Erfolg. Auf Gram-gefärbten Schnitten durch auf Filtrierpapier gezogene Tiere waren keine Bakterien zu erkennen. Auch Magenausstriche enthielten nur sehr wenige Bakterien. Sowohl ♂ wie ♀ benagen gelegentlich Kalksteine.

Zum Nachweis wurden sechs Petrischalen mit ♂♂ und sechs weitere mit ♀♀ besetzt. Alle Schalen enthielten eine Filtrierpapierunterlage, etwas Moos und als Nahrung faulende grüne Blätter von *Mercurialis*. Zusätzlich wurden nun bei ♀♀ und ♂♂ 2 Schalen mit Kalksteinen, 2 mit sorgfältig von größeren Kalkstücken befreiter Erde vom Fundort und eine Schale mit algenbewachsener Ahornrinde beschickt. In den mit Kalkstücken versehenen Schalen wurden regelmäßig Kotpillen gefunden, die nur aus abgeschabtem Kalk bestanden. Der Kalk war in den Schalen mit härteren Steinen krümelig, in den Schalen mit weicheren Steinen dagegen kristallförmig. In einigen präparierten Tieren fand ich den Magen vollständig oder teilweise mit Kalkkristallen gefüllt. In den Kontrollschalen ohne Kalksteine wurden nie kalkreiche Kotpillen gefunden.

3.) Kopulation und Eiablage.

Die Geschlechter sind am lebenden Tier nur am Vorhandensein bzw. Fehlen des Penis zu unterscheiden, der an der rechten Seite aufgerollt ist und bei ausgestreckten Tieren unter dem Schalenrand hervorsieht. Eine Kopulation konnte ich nur einmal, im Mai frühmorgens im Labor, beobachten. Das Männchen saß auf dem vorderen Schalenrande des Weibchens und führte seinen Penis im Bogen in die weibliche Geschlechtsöffnung ein. Da ich sonst niemals Tiere bei der Kopulation antraf, auch nicht im Biotop, nehme ich an, daß diese nachts oder in den frühen Morgenstunden stattfindet. Ab Mitte April konnte ich Weibchen

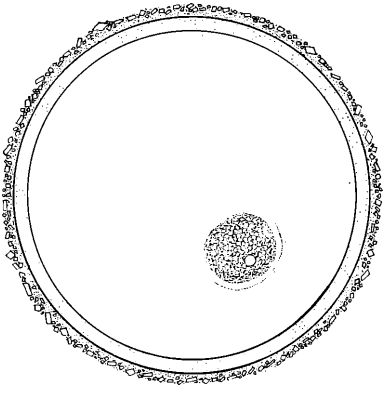

Abb. 1. Schematischer Schnitt durch Eikapsel und Eizelle von *C. septemspirale*.

mit gefülltem Receptaculum seminis finden; vermutlich beginnt die Kopulation im Freien etwa zu dieser Zeit.

Frisch abgelegte Eier fand ich in der Wutachschlucht 1965 von Anfang April bis in den Oktober hinein, und zwar immer unter überstehenden Steinen oder in Steinspalten dicht unter der Erde, geschützt durch einen Moos- oder Grasvorhang. Die Eikapseln (Abb. 1) sind weiß bis gelblich, kugelig und messen 1-1·1 mm ⌀. Die letzten Eier eines Geleges sind manchmal etwas kleiner, die kleinsten enthalten keine Eizelle. So enthielt ein Gelege ein Ei von 1 mm ⌀, zwei Eier von 0·8 mm ⌀ und ein Ei von 0·6 mm ⌀. Dies ist allerdings ein extremes Beispiel; normalerweise sind alle Eier etwa gleich groß. Die Eier eines Geleges sind durch eine Masse aus Kalkbröckchen und Fußschleim miteinander verklebt.

Die Hauptablagezeit erstreckte sich 1965 über die Monate Mai und Juni. In dieser Zeit fanden sich an günstigen Stellen bis zu 40 Eier auf einer Fläche von 100 cm². Früher und später konnte ich im Biotop immer nur einzelne Gelege von 3-8 Eiern aufstöbern. Der Mittelwert der Gelegegröße aus 20 Funden beträgt 5·1 Eier; 1 Gelege enthielt 11 Eier.

Im Labor legten nur einige von den Tieren, die gerade in der Hauptablagezeit, vom 30. 5. bis 15. 6., frisch eingesammelt worden waren. Daher nehme ich an, daß ich damals schon legebereite Weibchen mitbrachte. Im Mittel enthielten die Laborgelege 4 Eier (19 Gelege).

Dreimal konnte ich im Labor Weibchen bei der Eiablage überraschen. Das Weibchen saß direkt unter der Erdoberfläche und hatte in einem Fall bereits zwei Eier gelegt (Abb. 2). Vom Moment, wo ich es entdeckte, bis zum Erscheinen des nächsten Eies vergingen 10 Minuten. Das Tier lag erst ruhig, dann streckte es sich weit aus der Schale hervor, und kurz darauf war das Ei auf der Fußsohle zu erkennen; es ist zunächst noch weich und etwas durchsichtig, und die Eizelle scheint als gelber Punkt hindurch. Es wird dann unter der Sohle ge-

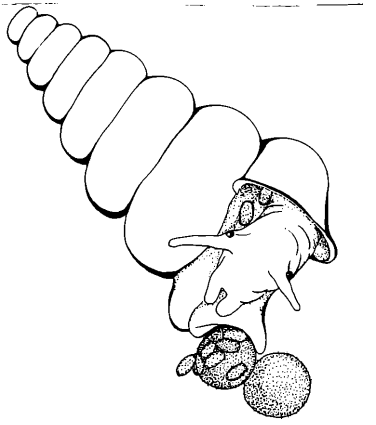

Abb. 2. Weibchen von *C. septemspirale* bei der Eiablage. Die Linie oben markiert die Erdoberfläche. Die Pillen in der Kotrinne bestehen aus Kalkbrocken, die mit dem Fuß auf die Eikapsel (⌀ ca. 1 mm) geschmiert werden.

dreht, während über die Kotrinne beständig Kalk-Partikel in Form von Kotballen angeliefert und mit Hilfe des Schleims der Fußdrüsen auf der Eihülle verschmiert werden, so daß sich dort allmählich eine dichte Kalkschicht bildet. Dieser Vorgang dauert etwa 20 bis 30 Minuten; darauf läßt die Schnecke das Ei fallen. Nach etwa 10 Minuten ist sie zur Ablage des nächsten Eies bereit. Über das fertige Gelege schiebt sie dann mit dem Fuß noch etwas Erde und kriecht davon.

Der Kalk zur Umhüllung der Eier wird anscheinend mit dem Mund aufgenommen, im Magen angereichert und dann in Form von Kotballen zur Verfügung gestellt. Ein Weibchen, das später Eier ablegte, war schon vorher an dem hell durch die Schale schimmernden Magen zu erkennen (vgl. S. 3).

4.) Embryogenese.

Die Altersangaben beziehen sich auf Eier, die sich bei Zimmertemperatur (20-25°C) in kleinen Petrischalen auf feuchtem Filtrierpapier entwickelten. Zur Untersuchung der Embryonalentwicklung wurden einzelne Eier geöffnet und die Embryonen in einer physiologischen Kochsalzlösung unter Binokular und Mikroskop betrachtet. Dabei bleibt der Embryo in den das Ei ausfüllenden Schleim eingebettet. Nach etwa einer Stunde löst sich der Schleim auf. Kurz darauf erlöschen die Lebensfunktionen des Embryos, wie z. B. Herz- und Cilienschlag. Die Beobachtung der Embryonen durch ein Loch in der Schale war nicht befriedigend; die Embryonen in anderem Medium zur Entwicklung zu bringen, wurde nicht versucht.

Die runde, 0·2 mm große dotterreiche Eizelle liegt ziemlich zum Rande hin verschoben in der Eikapsel, eingebettet in eine eiweißhaltige mucöse Substanz, die die ganze Eikapsel ausfüllt und ziemlich fest an der Eizelle haftet. Die Wand der Kapsel besteht aus zwei Schichten. Die innere gelatinöse und homogene Schicht ist 0·04 mm dick und gibt mit MILLON's Reagens Eiweißreaktion. Außen liegt ihr eine Gerüsteiweißschicht von ledriger Konsistenz und etwa 0·025 mm Dicke fest an, in die Kalkkristalle eingelagert sind (Abb. 8). In der innersten, den Embryo umgebenden Region kann man noch bis 15 Tage nach der Eiablage eine größere Zahl von Spermien finden.

Die Entwicklung verläuft direkt und mit langer Wachstumsphase im Ei. Die Furchung beginnt kurz nach der Eiablage oder sogar schon im Uterus. Sie ist eine typische Spiralfurchung. Entsprechend dem hohen Dottergehalt sind die Makromeren verhältnismäßig groß, und die Gastrulation verläuft vorwiegend epibolisch. Bei sieben Tage alten Embryonen war der eingestülpte Urmund zu erkennen und damit die Ventralseite gekennzeichnet.

Im nächsten Entwicklungsschritt wird bereits die Dreiteilung des Schneckenkörpers erkennbar. Von der mächtigen „Kopfblase", die den gesamten Dotter enthält, sind der verhältnismäßig große Fuß und ein visceraler Bereich, der die „Schalendrüse" trägt, deutlich abgesetzt.

Abb. 3 zeigt einen etwa 14 Tage alten Embryo. Die Schale ist als zartes Conchiolin-Häutchen bereits sichtbar. Der Fuß zeigt eine Grube, den zukünftigen Sitz des Operculums. Die Fußsohle und ein kleiner Bezirk der prätrochalen Region, der vielleicht der Scheitelplatte entspricht, tragen Cilien. Betrachtet man den Embryo von der Ventral- oder Stirnseite, so fallen an der „Kopfblase" seitliche Ausbuchtungen auf (Abb. 3b). Obwohl sie nicht bewimpert sind, kann man sie wohl dem Velum typischer Veligerlarven gleichsetzen. Zwischen Fuß und zukünftigem Eingeweidesack liegt der After.

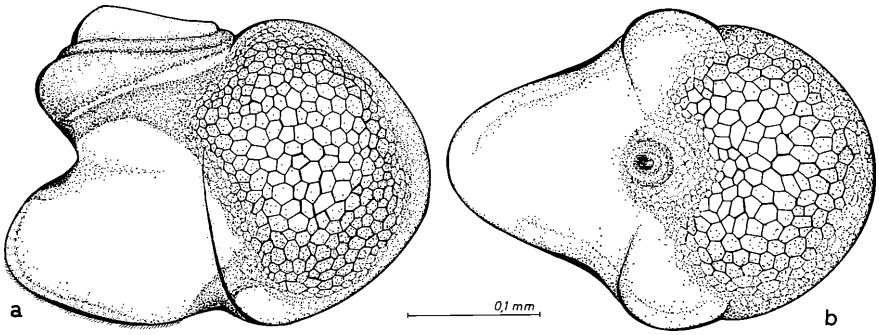

Abb. 3. Embryo von *C. septemspirale* im Alter von ca. 2 Wochen. — a) Seitenansicht. Kopfblase mit dem gesamten Dotter rechts, Schalenanlage oben, darunter der Enddarm, unten der Mund. b) Ventralansicht mit den seitlichen Ausbuchtungen der Kopfblase.

Der etwa 20 Tage alte Embryo (Abb. 4a) hat die Torsion bereits hinter sich. Der Enddarm mündet jetzt am vorderen, aufgewölbten Rande der nunmehr deutlich erkennbaren Mantelhöhle. Neu entstanden sind Tentakel und ein Larvalherz, das sich als große, runde Ektodermblase zunächst auf der rechten Seite gebildet hat und dann durch die Torsion mit der Mantelhöhle nach dorsal zwischen Kopf und Eingeweidesack verlagert wurde. Eine an der Grenze zwischen „Kopfblase" und Fuß entstandene Blase ist vielleicht als ektodermale Urniere zu deuten, wie sie bei vielen marinen Prosobranchiern beschrieben wird. Das Larvalherz bleibt bis zu einem Alter von 25 Tagen erhalten. Zu diesem Zeitpunkt tritt das im Pericard angelegte definitive Herz (Abb. 4b) in Funktion. Eine Zeitlang schlagen beide Herzen nebeneinander, jedoch nicht synchron. Für das Larvalherz zählte ich 45 Schläge pro Minute, für das definitive Herz 30, 45 und 60 Schläge pro Minute für verschiedene Individuen. Dorsal vom Herzen ist etwa gleichzeitig die definitive Niere entstanden. Der Dotter gelangt allmählich ins Innere des Eingeweidesacks.

Etwa am 27 Entwicklungstag sind Augen und Tentakel voll ausgebildet. Der jetzt typisch gegliederte Körper ist ganz in die Embryonalschale zurückziehbar. Diese hat etwa $1^1/_2$ glatte Windungen und füllt die Kapsel zur Hälfte aus. Bis zum Schlüpfen mit 45-60 Tagen wächst das Tier annähernd zum vollen Kapseldurchmesser heran; der dabei gebildete Schalenabschnitt, knapp 1 Umgang, ist mit engstehenden und zunehmend deutlicher werdenden Rippen versehen. Dann befreit sich das Jungtier durch Benagen der Kapselwand und heftige Bewegungen des Fußes aus seiner Hülle. Das Schalenwachstum geht auch während des Schlüpfens weiter. Die dabei gebildeten Rippen sind kräftiger und stehen erheblich weiter auseinander als die im Ei angelegten, wodurch die typische Schalenskulptur des adulten Tieres zustandekommt.

5.) Postembryonale Entwicklung.

Die Aufzucht junger Tiere mißlang. Sie fraßen zwar von dem vorgelegten Futter (faulende grüne Blätter), es war aber über den ganzen Sommer kaum ein Wachstum festzustellen. Bei vom 25. 7. bis 13. 10. 1965 im Freien gekennzeich-

neten Tieren mit 5 bis 6 Windungen wurde pro Woche ein durchschnittlicher Zuwachs von 0·43 mm gemessen, in zwei Monaten 3·8 mm; das bedeutet etwa eine halbe Windung. Daraus könnte man vorsichtig schließen, daß die Tiere etwas länger als ein Jahr brauchen, bis sie ausgewachsen sind. Im Frühjahr eingesammelte Tiere mit 7 Windungen vollendeten im Labor ihr Gehäuse durch Anbau von etwa 3 mm Schale und Randwulst.

6.) Bau des adulten Tieres.

In der Wutachschlucht werden die Gehäuse von *C. septemspirale* 6·5-7·5 mm lang und 3·4-4 mm breit, bei $7^3/_4$-$8^1/_4$ Umgängen. Das Tier kann sich soweit ins Gehäuse zurückziehen, daß man den Deckel von außen nicht mehr sieht. Die Grundfarbe des Weichkörpers ist ein helles durchsichtiges Grau. Kopf, Mantelrand und die Außenseite des Penis sind schwarz pigmentiert. Außerdem laufen zwei schmale Pigmentbänder um die Fußsohle herum, zwischen denen eine Rinne erkennbar ist. Rechts und links am Kopf zieht jeweils eine unpigmentierte Rinne vom Mantel zur Fußsohle; die rechte dient als Kotrinne.

Am Dach der Mantelhöhe verläuft ganz rechts, nahe der Verwachsungsnaht mit dem Körper, der Ausführgang der Gonade, lateral davon liegt das Rektum. Der Rest der Mantelfläche dient der Respiration. Eine Hypobranchialdrüse ist nicht ausgebildet. Ein Osphradium wurde nicht gefunden.

In den apikalen Winkel der Mantelhöhe hat sich die Niere hineingeschoben. Sie hat die Form eines flachen Keiles, den man von außen durch die angefeuchtete Schale hindurch als großes helles Dreieck am Beginn des sechsten Umgangs erkennen kann, da sie meist mit zahlreichen, stark lichtbrechenden Partikeln angefüllt ist. Sie mündet mit einem kurzen Gang in den hinteren Winkel der Mantelhöhle. An der Spindelseite der Niere liegt das Pericard.

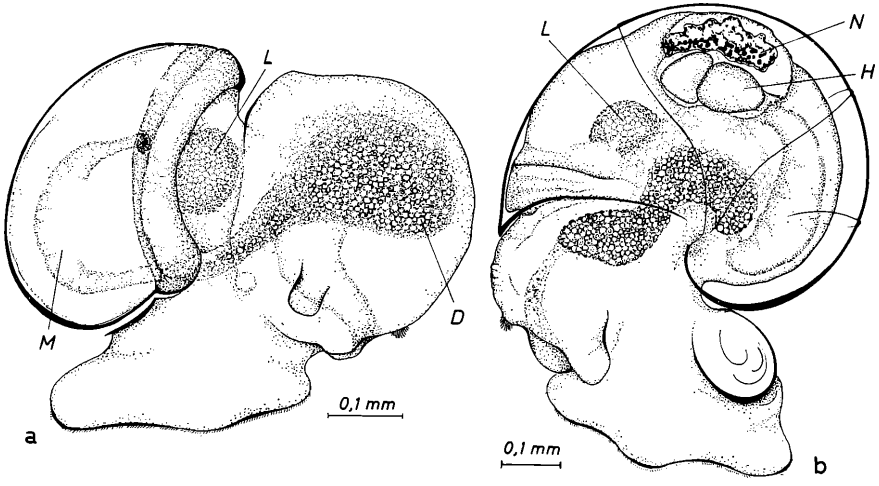

Abb. 4. Embryonen von 20 (a) und 25 Tagen (b). D = Dotter, H = Herz, L = Larvalherz, M = Magen, N = Niere.

Der Eingang aus der geräumigen Mundhöhle in die Pharyngealhöhle wird durch zwei dorsal verbundene, gegeneinander nicht bewegliche Hornkiefer versteift. Die taenioglosse Radula ist verhältnismäßig lang (etwa 4 mm) und schmal. Die einzelnen Platten bilden vorne scharfkantige Schaufeln; die Randplatten sind sehr klein. Die ventral aus der Buccalmasse heraustretende Radulascheide ist ventral vom Ösophagus noch einmal eingeschlagen. In die Pharyngealhöhle mündet an der Übergangsstelle zum Ösophagus rechts und links je eine Pharyngealdrüse. Kurz darauf münden in den Ösophagus zwei drüsige Taschen. Er läuft dann am Spindelmuskel entlang ziemlich gestreckt bis in den fünften Umgang hinein, wo er sich zu einem weiten Faltenmagen erweitert. Dieser biegt um, zieht durch den ganzen fünften Umgang und geht dann, nach einer ringförmigen Ausbuchtung, in den Enddarm über. Es werden bei *C. septemspirale* also keine Blindsäcke ausgebildet. Der Magen ist im ganzen mittleren Teil von einer Kutikula ausgekleidet; die ihn umgebende Muskelschicht ist nur dünn. Ein Kristallstielsack ist nicht ausgebildet; jedoch fand ich in der ringförmigen Ausbuchtung am Ende des Magens mehrere Male eine weißliche Masse, die möglicherweise als Vorstufe eines Kristallstiels gedeutet werden könnte. Der Enddarm verläuft nach einigen Schlingen an der rechten Seite der Mantelhöhle bis zur kurz vor dem Mantelrand gelegenen Mündung. Die rötlich-braun gefärbte Mitteldarmdrüse mündet in den Endabschnitt des Magens. Sie ist in zahlreiche Tubuli aufgegliedert, die den gesamten Eingeweidesack bis zur Spitze ausfüllen, dabei die übrigen Organe umhüllend.

7.) Die männlichen Genitalorgane.

Die männlichen Genitalorgane sind recht einfach gebaut. Der nur wenig gegliederte Hoden füllt im späten Herbst und frühen Frühjahr alle Windungen oberhalb des Magens aus und verdrängt dabei die Mitteldarmdrüse, er enthält aber auch den ganzen Sommer über reichlich Spermien. Bei Männchen, die im Labor überwintert hatten, war der Hoden im Frühjahr völlig zurückgebildet.

Neben typischen sind immer auch zahlreiche atypische, wurmförmige Spermien vorhanden, außerdem verschiedene Entwicklungsstadien beider Gruppen. Die von ANKEL (1925) beschriebene undulierende Membran der atypischen Spermien konnte ich am lebenden Präparat im Phasenkontrast nicht eindeutig feststellen.

Der enge Samenleiter zieht gestreckt an der Spindel entlang abwärts und erweitert sich nach Austritt in die Mantelhöhle in einen umfangreichen, drüsigen, leicht gefalteten Endabschnitt, der an der rechten Mantelseite nach vorn zieht und lateral neben dem Rectum mündet. Die Spermien werden innerhalb der Mantelhöhle ein kurzes Stück in einer im Ruhezustand offenen Flimmerrinne geleitet und gelangen dann in einen unter der Körperoberfläche verlaufenden Gang zum Innenkanal des Penis.

Der erste Abschnitt des engen Samenleiters ist von einem einfachen, cilienlosen Wandepithel ausgekleidet, dessen Zellen große Vakuolen enthalten und blasig wirken. Im anschließenden zweiten Abschnitt dagegen besteht die Wand aus plasmareichen bewimperten Zellen. Der drüsige Endabschnitt erfüllt gleichzeitig die Aufgabe des Samenleiters und der Prostata. In ihm wechseln hohe schlauchartige Drüsenzellen mit sehr schmalen bewimperten Versorgungszellen. Nach Art der Sekrete lassen sich zwei Bereiche unterscheiden: ein apicaler, am

lebenden Tier weißlich erscheinender Teil mit kleinkrümeligen Sekretgrana, und ein basaler mehr gelblich aussehender Teil, wo die Sekretgrana viel größer und polyedrisch gegeneinander abgeplattet sind. Beide Sekrete erweisen sich als eosinophil; möglicherweise geht das großschollige aus dem kleinscholligen Sekret hervor.

Die Wandung des Peniskanals ist ein Zylinderepithel, dessen Zellen sehr dicht mit langen Cilien besetzt sind. Im mittleren Teil des Penis stehen dazwischen auch einzelne Drüsenzellen mit eosinophilem Sekret. Um den Kanal herum liegt eine Ringmuskelschicht, die am Penisfuß noch schwach entwickelt ist, im weiteren Verlauf aber sehr mächtig wird. Der übrige Peniskörper besteht aus einem lakunenreichen Bindegewebe, mit in verschiedenen Richtungen eingelagerten Muskelfasern. Auf der der Mantelhöhle zugewandten Seite ist vorwiegend Längsmuskulatur vorhanden, vermutlich um die Aufrollung des Penis zu bewirken. Sie greift nach der Spitze zu auch auf die andere Seite über und geht schließlich in einen einschichtigen Längsmuskelring über. Die Außenhaut des Penis ist ein Drüsenepithel mit dazwischen liegenden Versorgungszellen.

8.) Die weiblichen Geschlechtsorgane.

Der Aufbau der weiblichen Geschlechtsorgane (Abb. 5) ist dem der männlichen in vielem ähnlich. Das Ovarium legt sich in den Windungen 3 und 4 als einfacher gelber Schlauch um die Spindel oberhalb des Magens und ist ganz von

Abb. 5. Situs der weiblichen Geschlechtsorgane von *C. septemspirale*. B = apikaler Uterusanhang, der als Bursa copulatrix fungiert, O = Ovar, R = Receptaculum seminis, U = Uterus, darüber die Mündung der Vagina in die Mantelhöhle.

der Mitteldarmdrüse umgeben. Es enthält das ganze Jahr über etwa 45 polygonal gegeneinander abgeplattete Eier in verschiedenen Entwicklungsstufen (Abb. 6a). Die Grenze nach außen bildet eine feine Bindegewebsmembran, der innen das syncytiale, bei Füllung des Ovars abgeflachte Keimepithel anliegt. In den Oogonien wachsen die Kerne stark heran, die Nukleolen haben den Charakter von Amphinukleoli; außerdem heben sich die Oogonien durch starke Basophilie des Cytoplasmas gut vom übrigen Keimepithel ab. Daneben teilen sich auch einige kleinere Zellen ab, die aber keinen geschlossenen Follikel um die heranwachsende Oocyte bilden und wohl kaum zu ihrer Ernährung beitragen. Bei Färbung von Zupfpräparaten mit Scharlach zeigt sich, daß der Dotter zum Teil aus Fettropfen besteht. Der sich nicht färbende Anteil besteht vermutlich aus Protein-Schollen. Mit zunehmender Dotterfüllung verschwindet die Basophilie des Cytoplasmas wieder. Schließlich löst sich die fertige Eizelle vom Keimepithel.

Vom basalen Ende des Ovars verläuft der enge Eileiter, wie der Samenleiter des Männchens, an der Spindel entlang gerade nach vorn bis in die 6. Windung, wo er eine Schleife formt und sich dann in ein sichelförmiges Receptaculum seminis erweitert. Im Frühjahr und Sommer ist dieses in der Regel prall gefüllt und dann am irisierenden Glanz leicht zu erkennen. Verfolgt man den Ovidukt nach dem Austritt aus dem Receptaculum seminis weiter basalwärts,

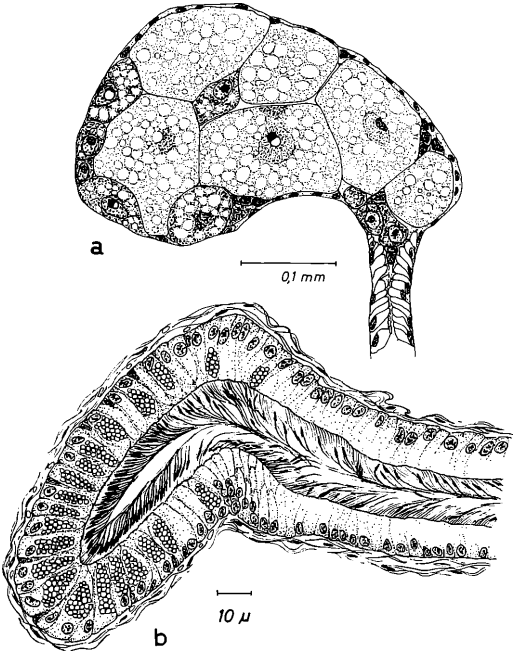

Abb. 6. a) Ovar und Pseudovidukt von *C. septemspirale*. b) Receptaculum seminis mit Ausführgang. — Schnittpräparate, Haemalaun-Eosin. Der umgebende Anteil der Mitteldarmdrüse ist nicht dargestellt.

gelangt man zu einer Gabelung. Einer der abzweigenden Kanäle läuft zurück und mündet in einen deutlich vom Uterus abgesetzten apicalen Anhang, der noch im Eingeweidesack liegt. Dieser hat offensichtlich die Funktion einer Bursa copulatrix übernommen, denn er enthält im Frühjahr und Sommer zeitweilig zahlreiche typische und atypische Spermien. Er ist dann mächtig angeschwollen und wie der Hoden rosa gefärbt. Der zweite von der Gabelung basalwärts führende Kanal mündet in die hintere Mantelhöhle. Kurz zuvor geht noch ein kurzer, sehr enger Verbindungskanal zum apicalen Uterusende ab. Alle von der Gabelung ausgehenden Kanäle sind von starker Ringmuskulatur umgeben. Der mächtige Uterus, der dem drüsigen Endabschnitt des Samenleiters gleicht, zieht an der rechten Mantelseite entlang und mündet mit einer weiten Öffnung an deren vorderen Rande.

Der histologische Aufbau des auf das Ovar folgenden Abschnitts des Eileiters stimmt völlig mit dem des ersten Samenleiterabschnitts überein und kann in Anlehnung an LINKE (1933) als Pseudovidukt bezeichnet werden. Im zweiten Abschnitt des Ovidukts, von der Schleife an, ist die Kanalwand wie beim entsprechenden Abschnitt des Samenleiters bewimpert, jedoch enthalten die Zellen Sekrete. Er umfaßt auch das Receptaculum seminis, dessen Aufbau Abb. 6b zeigt. Im auskleidenden Epithel wechseln zylindrische Drüsenzellen mit schmalen Stützzellen, die an ihrem gegen das Lumen zu verbreiterten Ende eine Basalkornreihe erkennen lassen, also Cilien tragen dürften. Die ganze Wandfläche ist dicht mit Spermien besetzt. Das Epithel des Ausführganges läßt keine Zellgrenzen erkennen, so daß die langen Cilien auf einem über den basalen Kernen liegenden Plasmasyncytium zu sitzen scheinen. Das Receptaculum seminis ist wie der Ausführgang von einer nicht sehr kräftigen Schicht aus Längs-, Ring- und Diagonalmuskulatur umgeben.

Das Drüsenepithel des apicalen Uterusanhanges besitzt keine Stützzellen. Es produziert ein sehr großtropfiges eosinophiles Sekret, das merokrin abgeschieden wird, sobald Spermien vorhanden sind. Ein ebenso färbbares Gerinnsel, in das die Spermien eingebettet liegen, füllt das Lumen aus. Das Sekret gleicht in seiner Färbbarkeit auch dem des Samenleiterabschnitts.

Die Innenseite des Uterus wird von einem Epithel aus hohen zylindrischen Drüsenzellen ausgekleidet, deren große Kerne, die zwei Nukleoli besitzen, basal liegen. Zwischen den Drüsenzellen stehen schmale Stützzellen, die am sehr verbreiterten distalen Ende den Kern und Cilien tragen. Das histologische Bild

Tabelle 1. Histochemische Reaktionen verschiedener Teile der weiblichen Geschlechtsgänge und der Eikapsel von *Cochlostoma septemspirale*.

	Toluidinblau	PAS	MILLON
Rec. seminis	—	—	—
Uterus-Anhang	(+)	—	(+)
Uterus-Hauptteil	+	(+)	—
Uterus-Ausgang	—	—	+
Sekret in Kapsel	+	(+)	—
Innenschicht der Kapselwand	—	—	(+)
Außenschicht der Kapselwand	—	—	(+)

gleicht somit weitgehend dem des Samenleiters. Man kann nach Art der Sekrete einen den größten Teil des Uterus umfassenden apicalen und einen basalen Bereich unterscheiden. Die Drüsenzellen des apicalen Abschnitts bereiten ein ziemlich großtropfiges Sekret, das sich wie das Zellplasma schwach mit Eosin anfärbt. Im basalen Teil enthalten die Drüsenzellen kleinere dicht gepackte und mit Hämalaun und nach MILLON anfärbbares Sekretgrana. Obwohl im Uterus keine Eier gefunden wurden, kann man durch Vergleich gefärbter Uterus- und Eipräparate schließen, daß im apicalen Abschnitt die das Ei umhüllende mucöse Substanz, im vorderen die feste Außenhülle des Eies gebildet wird (Tab. 1). Die letzten Zellen vor der Mündung bleiben sekretfrei.

III. Diskussion.

1.) Gelege.

Das Gelege von *C. septemspirale* gleicht in der kalkweißen Farbe, der beträchtlichen Größe und der geringen Zahl der Eier ganz auffallend den Gelegen der Landpulmonaten (Tab. 2). Die Größe ist offensichtlich eine Voraussetzung für das Landleben, denn das Ei muß genügend Nahrung und Raum bieten, damit sich der Embryo ohne planktotrophes Larvenstadium zum terrestrisch lebenden Jungtier entwickeln kann. Außerdem ist zum Schutz vor Trockenheit und mechanischen Einwirkungen eine feste Außenhülle erforderlich. Natürlich kann ein Weibchen nur wenige so gut ausgestattete Eier hervorbringen. Größere Arten legen dabei mehr und im Verhältnis zur Gehäusegröße kleinere Eier als kleinere Arten. *C. septemspirale* läßt sich in Tab. 2 leicht einordnen. Dagegen enthalten die Gelege der marinen Prosobranchier, die Veligerlarven

Tabelle 2. Anzahl und Größe der Eikapseln einheimischer Landgastropoden (nach FRÖMMING 1954), mit einem Vergleich der Volumina von Kapsel und Adultschale (berechnete Annäherungswerte).

Art	Zahl der Kapseln pro Gelege	Größe der Kapsel in mm	Volumen-Verhältnis Kapsel/ Adultschale
Pomatias elegans	1	2·0	1:100
Cochlostoma septemspirale	3—8	1·0—1·1	1:50
Helicella ericetorum	18—90	1·2—1·6	1:900
Helix pomatia	40—65	5·5—6·5	1:260
Cepaea nemoralis	30—50	2·3—3·0	1:250
Helicigona cingulata	18—100	2·5—3·3	1:250
Zebrina detrita	16—68	2·0—2·4	1:100
Goniodiscus rotundatus	2—5	1·0	1:70
Retinella nitens	6—9	1·0—1·4	1:70
Vallonia pulchella	1	0·5—0·8	1:65
Lacinaria biplicata	1—11	1·7	1:30
Cochlodina laminata	10—15	2·0	1:16

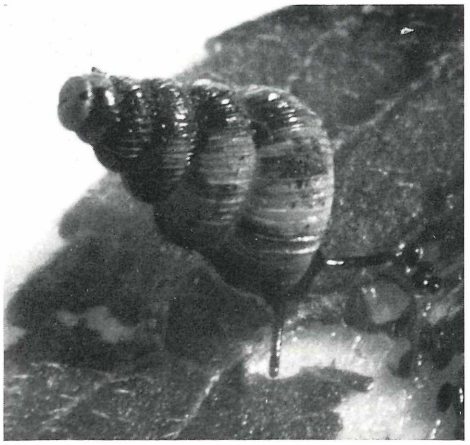

Abb. 7. Jungtier von *C. septemspirale* frißt auf einem angefaulten Blatt von *Tilia platyphyllos.*

Abb. 8. Kalkbrocken in der Oberfläche der Kapsel. Mikro-Aufnahme, Vergr. ca. ×250.

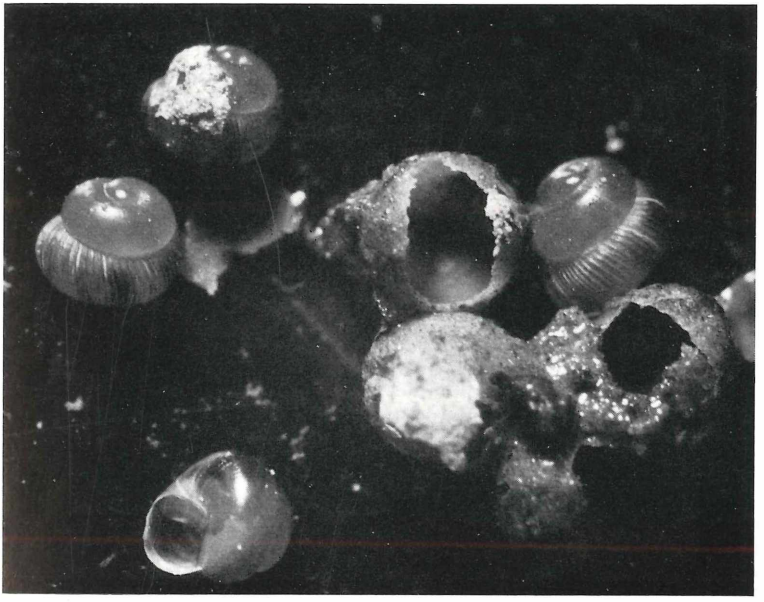

Abb. 9. Eingezogene Jungtiere von *C. septemspirale* neben den leeren Eikapseln.

entlassen, sehr viel mehr Eikapseln von nur etwa 60-150 μ in einer gemeinsamen Gallerte oder aber zahlreiche Eizellen in einem größenmäßig den Eikapseln der Landgastropoden entsprechenden Kokon.

Die beträchtliche Größe der Eikapseln der Landgastropoden ist vor allem auf eine starke Zunahme des die Eizelle umgebenden Eiweißsekrets zurückzuführen, das dann als Nährmaterial zur Verfügung steht. Während der Embryo von *Pomatias elegans* (CREEK 1951) in erster Linie auf die Nährflüssigkeit angewiesen ist, steht dem Embryo von *C. septemspirale* zusätzlich noch eine beträchtliche Dottermenge als Nährmaterial zur Verfügung. Die Eizelle mißt bei *C. septemspirale* etwa 200 µ ⌀ wie bei *Littorina rudis* und *Lacuna pallidula* (LINKE 1933), die sich ebenfalls direkt entwickeln, bei *Pomatias elegans* dagegen mißt sie nur 150 µ ⌀, kaum mehr als bei *Littorina littorea* und anderen Prosobranchiern mit freier Veligerlarve. Ganz extrem groß, nämlich 280 µ ⌀ ist die Eizelle der landlebenden Littorinide *Cremnoconchus syhadrensis* (LINKE 1935). Bei den Littoriniden läuft die Zunahme der Dottermenge also offensichtlich dem Übergang zur direkten Entwicklung parallel. Bei *C. septemspirale* ist dagegen auch die Sekretmenge vergrößert. Ob zusätzliche Mineralsalze aus dem Boden aufgenommen werden, wie bei *Pomatias elegans*, wurde nicht untersucht.

Die weiße Farbe und die Festigkeit der Eischale beruht bei Pulmonateneiern auf dem Einbau von Kalkspatrhomboedern in die mittlere oder äußere gallertige Eihülle, bei *C. septemspirale* werden dagegen quaderförmige Kalkkristalle von außen angelagert. Bei *Pomatias elegans* haften statt dessen Erdpartikel an der äußeren Hülle, so daß hier die Ähnlichkeit mit den Pulmonateneiern nicht so frappant ist.

Der Aufbau der Kapselwand ist bei *C. septemspirale* etwa derselbe wie bei *Pomatias elegans* (CREEK 1951), *Assiminea grayana* (SANDER 1950) und bei den Kapselkokons einiger Meeresprosobranchier, z. B. *Nucella lapillus* (ANKEL 1937) und *Urosalpinx cinerea* (HANCOCK 1956): Sie besteht aus einer homogen wirkenden gelatinösen Innenschicht und einer festeren Außenschicht, die allerdings eher porös als faserig wirkt, aber ebenfalls aus einer sehr schwer löslichen proteinartigen Substanz besteht. Man kann die Eikapsel von *C. septemspirale* also wahrscheinlich, wie schon CREEK für *Pomatias elegans* fordert, mit Kapselkokons gleichsetzen, die nur einen Embryo enthalten. Leider fehlen für die meisten Arten Angaben über die chemische Zusammensetzung der Innenschicht, die mehr Gewißheit geben könnten.

Es ist interessant, daß auch bei der schlickfressenden *Assiminea grayana* (SANDER 1952) Kotpillen zur Eiumhüllung benutzt werden; und zwar werden ganze Gelege von etwa 0·8×5 mm, die man in großer Menge auf dem Schlick findet und in die 80-100 Eikapseln eingebettet sind, aus Kotpillen geformt. Andere Arten der Gattung *Assiminea* bilden ähnliche Gelege (SANDER 1967). Auch von *Vaginula vosseleri* (VOSSELER 1913) wird berichtet, daß die Eier mit dünnen Kotschnüren umsponnen werden. VOSSELER vermutet, daß die Exkremente die Eier vor dem Gefressenwerden schützen.

2.) Genitalorgane.

Das Verständnis der weiblichen Genitalorgane ist insofern schwierig, als sie sich so sehr von den Geschlechtsorganen verwandter Arten unterscheiden, daß ein funktioneller und anatomischer Vergleich einzelner Teile nur schwer möglich ist.

Übereinstimmend mit den zu den Littorinacea gehörenden, ebenfalls terrestrischen Arten *Pomatias elegans* und *Acicula fusca* (CREEK 1953, n. FRETTER & GRAHAM 1962) ist bei *C. septemspirale* die Vagina an das hintere Ende der Mantelhöhle zurückverlegt, was bei *P. elegans* durch die der Größe der Eier entsprechende große Genitalöffnung erklärlich ist (CREEK 1951). Die Vagina führt sowohl bei *P. elegans* als auch bei *A. fusca* in eine sackförmige Bursa copulatrix, während bei *C. septemspirale* nur ein enger Eingang vorhanden ist, der nie Spermien enthält. Er führt aber zum distalen Ende des Uterusanhanges, das seiner Lage nach der Eiweißdrüse vom *P. elegans* entspricht, aber bei *C. septemspirale* anscheinend die Aufgabe einer Bursa copulatrix übernommen hat. Weiterhin ist allen dreien gemeinsam das Fehlen eines Gonopericardialganges und die Ausbildung eines Oviductabschnitts zum Receptaculum seminis. Die Lage des Receptaculum seminis im Verlauf des Oviducts ist sonst noch von einigen Land- und Süßwasserprosobranchiern bekannt: z. B. *Bithynia tentaculata* (KRULL 1935), *Cremnoconchus syhadrensis, Viviparus viviparus* (s. ANKEL 1936). *C. septemspirale* hat diesbezüglich ein besonders fortgeschrittenes Stadium erreicht, da im Receptaculum seminis Drüsenzellen ausgebildet sind, vermutlich zur Ernährung der Spermien, wenn z. B. Trockenheit längere Zeit eine Begattung verhindert.

Während sich aber die Genitalorgane von *P. elegans* und *A. fusca* noch verhältnismäßig leicht mit denen von *Littorina* vergleichen lassen, z. B. über *Cremnoconchus syhadrensis*, wo zwar die Vagina mit dem Uterus gemeinsam mündet und auch ein Gonopericardialgang vorhanden ist, das Receptaculum seminis aber ebenfalls schon in den Oviduktverlauf eingeschaltet ist, gelingt es nicht, *C. septemspirale* an verwandte Architaenioglossa anzuschließen. Die Genitalorgane des mit *C. septemspirale* in der Familie der Cyclophoridae stehenden, Küstenfelsen bewohnenden *Cyclophorus ceylanicus* (WEBER 1924) gleichen weit mehr denen von *Littorina* als denen von *C. septemspirale*. Auch bei *Viviparus viviparus* zeigen sie trotz der Spezialanpassung an die Viviparie einen einfachen Verlauf (ANKEL 1936).

Dagegen fällt die Ähnlichkeit der Genitalorgane von *C. septemspirale* mit denen eines Zwitters aus der Verwandtschaft der Rissoacea *Rissoella diaphane* (FRETTER & GRAHAM 1962) auf. Auch der zwittrige Genitalapparat der Valvatacea (FRETTER & GRAHAM 1962) ist nach demselben Prinzip gebaut. Bei allen dreien ist die Samenrinne vom eiausleitenden Abschnitt getrennt, und es besteht eine zusätzliche Verbindung zwischen Oviduct bzw. Zwittergang und der Eiweißdrüse.

Dieser Umstand regt zu einer spekulativen Deutung der Verhältnisse bei *C. septemspirale* an. Möglicherweise war die Abtrennung der Samenrinne auch bei den Vorfahren dieser Art mit Hermaphroditismus verbunden. Durch Partnermangel beim Übergang zum Landleben könnten zeitweilig die eigenen, im Zwittergang gespeicherten Spermien zur Besamung gedient haben, worauf Rec. seminins, Bursa copulatrix und Samenrinne entbehrlich wurden. Bei sekundärer Rückkehr zur Getrenntgeschlechtlichkeit nach erfolgreicher Anpassung an das Landleben mußte dann die Eiweißdrüse als Bursa copulatrix dienen, und der Ovidukt als Receptaculum. Auf ähnliche Weise wäre auch zu verstehen, wieso gerade Land- und Süßwasser-Prosobranchier die Spermien bevorzugt im Ovidukt speichern.

Über das Funktionieren des weiblichen Genitalapparates von *C. septemspirale* kann ich nur Vermutungen äußern. Möglicherweise hat die ursprüng-

liche Vagina heute ihre Aufgabe verloren und die Begattung erfolgt über den Uterus. Ob die Eier über den als Bursa copulatrix dienenden Uterusanhang oder direkt durch die enge Verbindung zum Uterus ausgeleitet werden, läßt sich nicht entscheiden, solange nicht Eier in den Geschlechtswegen gefunden werden.

Die männlichen Genitalorgane sind bei *C. septemspirale* durch das Fehlen einer Vesicula vereinfacht. Ein primitiver Zug zeigt sich darin, daß die Spermien noch ein kurzes Stück in einer — allerdings in Funktion vermutlich geschlossenen — Wimperrinne befördert werden, während sich diese bei den landlebenden Littorinen völlig geschlossen hat. Jedoch führt bei *Cyclophorus ceylanicus* und auch bei *Acicula fusca* eine offene Rinne noch bis zur Spitze des Penis.

3.) Embryonalentwicklung.

Die Embryonalentwicklung von *C. septemspirale* ist durch die Unterdrükkung freier Larvenstadien gekennzeichnet. Es wird auch innerhalb der Eihülle kein typisches Trochophora- bzw. Veligerstadium durchlaufen, wie z. B. bei den sich ebenfalls direkt entwickelnden Süßwasserprosobranchiern *Bithynia tentaculata, Viviparus viviparus* und *Theodoxus fluviatilis. C. septemspirale* zeigt also auch hierin eine extreme Anpassung an das Landleben. Dennoch kann man den Larvenstadien der marinen Prosobranchier vergleichbare Stadien leicht auffinden. So bilden sich nach der Gastrulation vor der Mundöffnung auf beiden Seiten bogenförmige Wülste, die nach dorsal auslaufen, wodurch sich eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Trochophora ergibt, obwohl sie anscheinend nicht bewimpert sind. Auf einem etwas späteren Stadium, wenn Fuß und Schalengrube sich abheben, begrenzen sie die seitlichen Ausbuchtungen der „Kopfblase" Ein ganz entsprechendes Stadium beschreibt Creek für *Pomatias elegans,* und sie bezeichnet es als ‚early veliger stage'. Auch bei *Littorina rudis* und *Lacuna pallidula* (Pelseneer 1911) wird das Velum zunächst in Form sehr massiver seitlicher Ausbuchtungen im Kopfbereich angelegt, so daß ein ganz ähnliches Bild entsteht, wie bei *C. septemspirale* und *P. elegans.* Allerdings entwickelt sich die Anlage hier noch zu einem seitlich etwas weiter ausschwingenden, kurz bewimperten Ring um das Gesichtsfeld, so daß der Veliger deutlicher zu erkennen ist. Der Larvencharakter des Embryos von *C. septemspirale* kommt aber auch noch durch die Ausbildung typischer Larvenorgane, wie Larvalherz, Larvalniere und die apicale Bewimperung zum Ausdruck. Bei *P. elegans* werden dagegen weder ein larvales Herz noch larvale Nieren gebildet (Creek 1951). Die Torsion wird vermutlich auch bei *C. septemspirale* durch unterschiedliches Wachstum bewirkt, wie Creek es für *P. elegans* beschreibt, da am Embryo vor der Torsion nie Bewegungen beobachtet wurden, vermutlich auch so früh noch keine Muskelzellen ausgebildet sind. Vergleicht man die Dauer der Entwicklung bis zum Schlüpfen bei Pulmonaten, Land- und Meeresprosobranchiern (Tab. 3), so zeigt sich, daß die beiden Landprosobranchier weit mehr Zeit benötigen als andere Prosobranchier mit direkter Entwicklung und Pulmonaten. Dabei ist aber zu bedenken, daß bei *C. septemspirale* die typische Embryonalentwicklung bereits nach 4 Wochen abgeschlossen ist (s. S. 6). Bei Meeresprosobranchiern mit freiem Veligerstadium ist die Entwicklung im Ei noch kürzer.

Dagegen verlassen bei *Buccinum undatum,* deren Veliger längere Zeit innerhalb der Kapsel von Nähreiern leben, die Jungtiere die Kapsel ebenfalls erst nach zwei Monaten.

Tabelle 3. Zeitangaben für den Entwicklungsabschnitt von der Eiablage bis zum Schlüpfen, entnommen aus CREEK, FRETTER & GRAHAM und FRÖMMING.

Prosobranchier mit direkter Entwicklung

Schnecke	Entwicklungs-Zeit (in Tagen)
Bithynia tentaculata	14—18
Skeneopsis planorbis	20
Littorina obtusata	21
Valvata piscinalis	15—30
Cochlostoma septemspirale	45—60
Pomatias elegans	90

Landpulmonaten

Schnecke	Entwicklungs-Zeit (in Tagen)
Monacha incarnata	17—24
Cochlodina laminata	21
Cepaea nemoralis	21
Zebrina detrita	27—36
Agriolimax	42

Zusammenfassung.

Der calcicole Landprosobranchier *Cochlostoma septemspirale* ernährt sich von faulenden Pflanzenteilen und benagt gelegentlich Kalksteine. Die Eiablage erfolgte in der Wutachschlucht 1965 von April bis Oktober, hauptsächlich jedoch im Mai und Juni. Die 200 µ dicke Eizelle liegt in einer 2-schichtigen kugelförmigen Eikapsel von etwa 1 mm Durchmesser, die mit einem proteinhaltigen Schleim erfüllt ist. Die Kapseloberfläche wird vom Weibchen bei der Ablage mit Kalkkrümeln beschmiert, die zuvor den Darmkanal passiert haben. Die direkte Entwicklung führt in etwa 4 Wochen über ein Stadium mit Larvalherz und ausgeprägter, dotterhaltiger Kopfblase zum Jungtier, das noch mehrere Wochen in der Eikapsel heranwächst. Dem männlichen Geschlechtsapparat fehlt die Vesicula seminalis. Die weiblichen Geschlechtsorgane sind durch 2 Öffnungen zur Mantelhöhle und 2 Verbindungen zwischen Eileiter und Uterus kompliziert; sie erinnern dadurch an zwittrige Rissoaceen und Valvataceen.

ANKEL, W. E. (1925): Spermatozoendimorphismus bei *Cochlostoma septemspirale* (RAZ.). — Senckenbergiana, **7**: 235-238.

— — — (1936): Prosobranchia, in: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Leipzig 1936.

— — — (1937): Der feinere Bau des Kokons der Purpurschnecke *Nucella lapillus* (L.) und seine Bedeutung für das Laichleben. — Verh. dtsch. zool. Ges., **39**: 77-86.

CREEK, G. A. (1951): The reproductive system and embryology of the snail *Pomatias elegans* (MÜLLER). — Proc. zool. Soc., **121**: 599-640.

FLORKIN & LOZET (1949): Origine bactérienne de la cellulase du contenu intestinal de l'escargot. — Arch. int. Physiol., **57** (2): 201-207

FRETTER, V. (1946): The genital ducts of *Theodoxus, Trivia, Lamellaria* and a discussion on their evolution in the prosobranchia. — J. Mar. biol. Ass. U. K., **26**: 312-351.

FRETTER, V. & GRAHAM (1962): British Prosobranch Molluscs, their functional anatomy and ecology. — Ray Soc. Publ., London, **144**: 755 pp.

FRÖMMING, E. (1954): Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. Berlin 1954.

— — — (1956): Biologie der mitteleuropäischen Süßwasserschnecken. Berlin 1956.

GEYER, D. (1927): Unsere Land- und Süßwassermollusken. Stuttgart 1927

HANCOCK, D. A. (1956): The structure of the capsule and the hatching process in *Urosalpinx cinerea*. — Proc. zool Soc., **127**: 565-571.

HERTLING, H. (1928): Beobachtungen und Versuche an den Eiern von *Littorina* und *Lacuna*. Bedeutung der Eihüllen, Entwicklung im natürlichen und abgeänderten Medium. — Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland, (NF) **17**

KILIAN, E. F. (1951): Untersuchungen zur Biologie von *Pomatias elegans* (MÜLLER) und ihrer Konkrementdrüse. — Arch. Moll., **80**: 1-26.

KRULL, K. (1935): Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. — Zool. Jb. (Anat.), **60**: 399-464.

LINKE, O. (1933): Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Nordseelittorinen. — Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland, (NF) **19**: 1-60.

— — — (1935): Zur Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Süßwasserlittorinide *Cremnoconchus syhadrensis* (BLANFORD). — Arch. Naturgesch., **4**: 72-87

LAIS, R. (1943): Die Beziehungen der gehäusetragenden Landschnecken Südwestdeutschlands zum Kalkgehalt des Bodens. — Arch. Moll., **75**: 33 ff.

PELSENEER, P. (1911): Recherches sur l'embryologie des gastropodes. — Mém. Acad. Belg. Sci. Coll. 4°, (2) **3**: 1-167.

SANDER, K. (1952): Beobachtungen zur Fortpflanzung von *Assiminea grayana* (LEACH). (2) — Arch. Moll., **81**: 133-134.

— — — (1952): Über die Lebensweise und Fortpflanzung von *Assiminea grayana* LEACH (Gastropoda, Prosobranchia). — Diplomarbeit TH Darmstadt 1952.

— — — (1967): Die Gelege von zwei indischen Prosobranchiern der Gattung *Assiminea* (LEACH) FLEMING 1828. — Z. Morphol. Ökol. Tiere, **60**: 135-140.

ULRICH, H. (1966): Eine erste Bestandsaufnahme der Gehäuseschnecken an der nördlichen Bergstraße. — Schriftenreihe Inst. Naturschutz, Darmstadt, **3** (3): 52-76.

VOSSELER, J. (1913): Der Laich einer *Vaginula*. — Zool. Anz., **41**: 226-229.

WEBER, L. (1924): Die Mantel- und Geschlechtsorgane von *Cyclophorus ceylanicus* (SOWERBY). — Jenaische Z. Naturw., **60** (NF 53): 397-438.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1967

Band/Volume: 96

Autor(en)/Author(s): Prince Gisela v.

Artikel/Article: Über Lebensweise, Fortpflanzung und Genitalorgane des terrestrischen Prosobranchiers Cocblostoma septemspirale 1-18